植物研究雑誌
J. Jpn. Bot.
72: 229–237 (1997)

三重県のイイタカムシトリスミレ（新変種）の群落維持機構

武田明正，渡邊定元

三重大学生物資源学部　514　三重県津市上浜町　1515

Structure and Regeneration of a Plant Community of a New Variety of *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) in Mie Prefecture

Akimasa TAKEDA and Sadamoto WATANABE

Faculty of Bioresources, Mie University, 1515 kamihama, Tsu, Mie, 514 JAPAN

(Received on September 25, 1996)

To obtain basic data for the conservation of a rare new variety of *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) found in Dai-Kho Mts. in Mie Prefecture, central Japan, we observed the structure and regeneration of its communities. Results are as follows: (1) The plants grew on the rocky wall of alternate layer of slate, sandstone, chart and limestone. (2) Distributional pattern of the plants was contiguous. The safe site for the plant is confined to the joints formed on the slate. (3) Stage structure of the communities examined by frequency distribution of leaf number per rossette within a population showed that there is a continual and a exponential decrease of seedling by age, but the recruitment is satisfactory. (4) The calculated half-lives of these communities suggested that the population size might have decreased to about 1/8 or 1/32 of the seedling settled or to much lower level, until they reached the flowering stage. (5) These results suggested that the communities are sustainable. However, the removal of adult stocks by natural diturbance or by human activities will accelerate their degeneration. (6) We named this plant *Pinguicula vulgaris* var. *floribunda* (var. nov.), because it differs from the mother species in some characteristics in flowers and leaves.

三重県飯南郡飯高町地内で，イイタカスミレの名の下に，地域の山草愛好家によって知られていたムシトリスミレ属植物がある．中馬千鶴氏からの私信によると，この植物は1991年に中馬によってムシトリスミレであると同定され，研究者間に知られるようになった．この植物の生育地の周辺は，過去に薪炭林作業やチップ材の生産を行っていた二次林とスギ・ヒノキの人工林である．これらの林には，暖温帯系のウラジロガシ，ツクバネガシや，冷温帯系のトガサワラ，ツガ，コウヤマキ，イヌガヤ，ミズナラ，ヤマグルマ，カツラなどの木本類が点生し，本生育地が紀伊半島の中央を南北に走る台高山脈の低山帯上部（暖温帯上部）から山地帯下部（冷温帯下部）への移行帯に属していることを示している．

ムシトリスミレは，ユーラシア大陸，北米大陸の湿潤な立地に生育し，東亜の沿海地域においては，日本列島中部以北から千島列島にかけて分布する．わが国においては，高知・徳島県境の石立山（1,708m）の標高1,590m付近に産するのを西・南限として（Yamanaka 1953），中部地方以北の山地等に

分布し（奥山 1974），高山植物として扱われることが多い（豊国　1979，田村　1981，清水　1982）．また，東亜におけるムシトリスミレ属植物は，ムシトリスミレのほか，カラフトムシトリスミレ，コウシンソウ，*Pinguicula alpina* などがある．このうち，カラフトムシトリスミレは樺太からシベリヤの大陸にかけての北方林域に分布し（清水 1982），コウシンソウは本州中部の庚申山や皇海山に稀産する．また，*Pinguicula alpina* は，中国大陸の西南部の四川，雲南からヒマラヤにかけての高地に分布している（中国科学院北京植物研究所　1975）．これらのムシトリスミレ属植物はすべて高山か北方林帯域に生育している．よって，南西日本の暖温帯系の森林域に生育するムシトリスミレ属植物の群落はきわめて特異な存在であるといえよう．

このような理由から，三重県台高山脈に稀産するムシトリスミレ属植物は，日本のフロラの成因をはじめ，同属植物の隔離遺存の解明のうえからみて学術的価値は高いものといえよう．また，生育地は小面積であるため，地域個体群の維持機構の解明，遺伝的多様性の保全などの視点からも貴重な存在といえる．1994年，この植物群落の保護のため，三重県は天然記念物に指定した．しかしながら，花が美しく盗採の危険性もあり，さらなる保護・管理の必要性が指摘されている（三重自然誌の会　1995，レッドデータブック近畿研究会　1995）．

保護の必要性が非常に高い希少な植物群落については，生育環境や群落の動態などその植物の隔離遺存機構を明らかにし，適切な維持管理を行うことのできる保全生物学的な管理手法が求められている．本研究は，地理的・気候的に隔離された希少なムシトリスミレ属植物について，生育環境，群落の構造，更新の実態について保全生物学的調査・研究を行ったので，その結果について報告する．

この研究にあたり，この植物群落の保護に尽力され，かつ調査に協力いただいた清水達夫氏，調査の機会を与えられた伊藤（中馬）千鶴氏，生育地の地質について教示いただいた北村治郎氏，ならびに調査の便宜を図っていただいた飯高町教育委員会林田守生氏，三重県立博物館清水善吉氏に謝意を表する．

生育地の概要と調査方法

生育地は，紀伊半島の中央を南北に走り，三重・奈良両県の県境となっている台高山脈に属する三重県飯南郡飯高町地内の岩壁で，標高は650-850mである（Fig. 1）．生育地周辺の地質は秩父帯に属し，この岩壁は，黒色粘板岩，砂岩とチャートの互層で，稀に石灰岩を伴っている．ムシトリスミレ属植物の生育環境は，斜面の方位がN 102°EからN 60°Eのほぼ垂直の岩壁で，常に水が滴り落ちている場所かその周辺であり，黒色粘板岩に生じた節理に沿って生育していることが多い．

調査は1992年8月15, 16日，岩壁上のうちの本植物の生育が良好な場所を選んで，1×1mの方形区を2ケ所設定し，その枠内の各個体ごとに，個体あたりの葉の枚数と，果梗の有無などを記録した．また，調査枠の写真を撮影し，個体の生育位置を記録した．この写真に基づいて，群落を構成している個体を，便宜的に着果段階の個体（果梗を持っていた

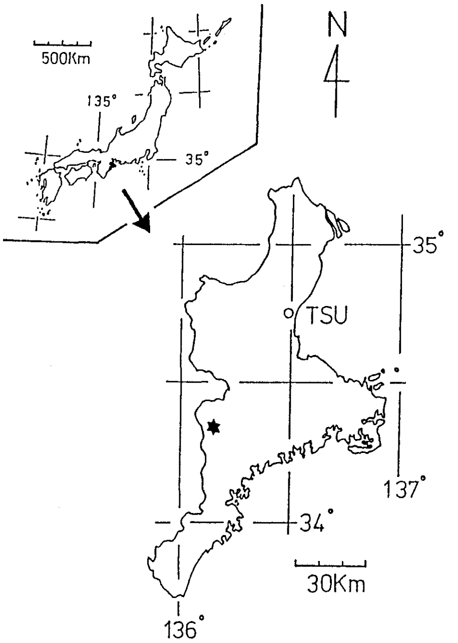


Fig. 1. The site investigated (Star).
調査地位置図.

Table 1. Index of association ($C\delta$) and of similarity ($R\delta$) between each growth stage within a community
生育段階別集団の間の重なり度（$C\delta$）と分布相関（$R\delta$）

Plot	Stage		Flowering	Vegetative	Infant
Plot No.1					
	Flowering	$C\delta$	******		
		$R\delta$	******		
	Vegetative	$C\delta$	1.0801	******	
		$R\delta$	0.5105	******	
	Infant	$C\delta$	0.2367	0.24556	******
		$R\delta$	-0.4655	-0.50700	******
Plot No.2					
	Flowering	$C\delta$	******		
		$R\delta$	******		
	Vegetative	$C\delta$	1.0538	******	
		$R\delta$	0.2314	******	
	Infant	$C\delta$	0.6431	0.8774	******
		$R\delta$	-0.0688	0.0906	******

個体の葉数から考慮して，葉数7枚以上の個体とする)，栄養成長段階の個体（葉数6～4枚)，実生段階の個体（葉数3枚以下）に3区分して，個体の分散状況を調べた．なお，花の形態等については，1996年6月5日に調査した．

結果と考察

1. 群落の構造

(1) 分散構造

調査枠内の個体の分散状況は，いずれの調査区においても，着果段階，栄養成長段階，実生段階のどの生育段階に属する個体も集中して分布しているようにみえる（Fig. 2)．この分散様式を定量的に把握するために，Morisita（1959a）の$I\delta$指数によって調べた結果，各生育段階の個体は，集中斑の大きさは異なるが，基本的には集中分布している（Fig. 3，いずれの生育段階の集団においても1％水準でランダム分布からの違いがみられた)．本群落がこのような分散構造をもつ原因の一つには，本生育地が垂直に近い黒色粘板岩の岩壁で，かつ節理が発達し，岩肌が不均一なため，実生の定着できる場所が限定されていることによるものと推察される．

(2) 生育段階別空間配置

本生育地が垂直に近い岩壁で，植物体の生育に適した場所が限定されていることから，集中分布している各生育段階の個体群は，それぞれ分布域が重なって生存していることが推測されたので，各生育段階の個体群間で，Morisita（1959b）の重なり度の指数$C\delta$と分布相関指数$R\delta$を求めた．調査枠を1/16の小調査区に区切ったとき，調査区No.1の場合，重なり度の指数$C\delta$の値は，着果段階の集団と栄養成長段階の集団とは，重なりの度合いが強いことを示した．また，両集団の分布相関指数$R\delta$も正の値であり，両段階の集団が同所的であること，着果段階の集団と実生段階の集団とは，重なりの度合いが低く，さらに分布相関指数$R\delta$は負の値を示し，異所的であることが示された（Table 1)．また，調査区No.2の場合にも，着果段階の個体集団と栄養成長段階の集団とは$C\delta$指数が高く，重なりの度合いが強いことが示された．また両者の間の分布相関の指数$R\delta$は，正であったが，調査区No.1の場合に比較して低い値であった．さらに，着果段階の集団と実生段階のそれとの重なり度の指数は，調査区No.1の場合より大きな値であったが，分布

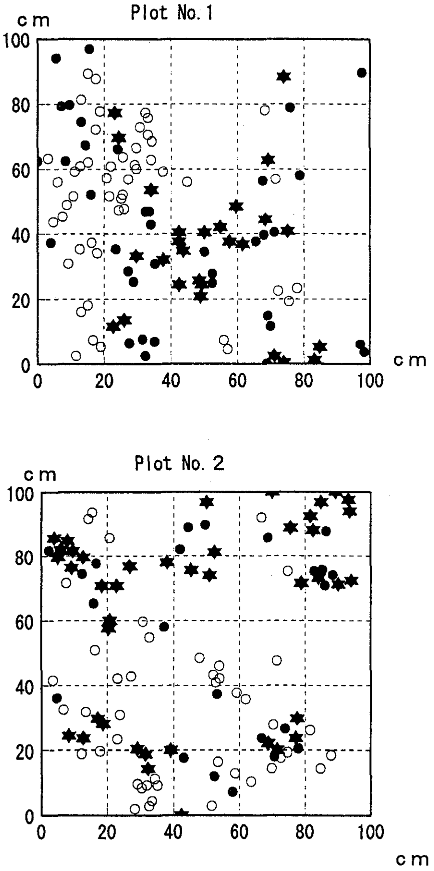


Fig. 2. Spatial distribution of each stage distinguished by leaf number per rosette. Open circle: Infant stage (1 ～ 3-leaved). Closed circle: Vegetative growth stage (4 － 6-leaved). Star: Flowering stage (7-and more leaved). 生育段階別の個体の分布状況.

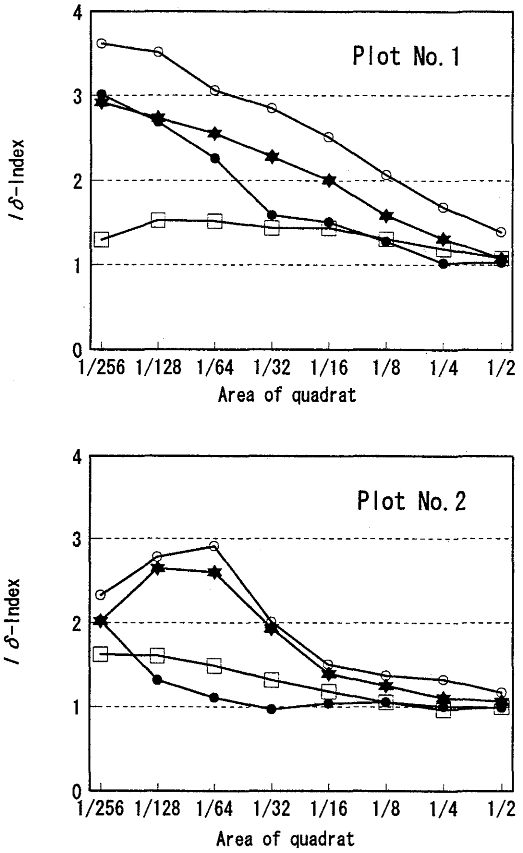


Fig. 3. Spatial distribution pattern of each stage distinguished by leaf number per rosette. (Relationship between size of plots studied and $I\delta$-index). See note in Fig. 2. Square: whole stage. 生育段階別の個体群の分散構造（$I\delta$指数と調査枠の大きさとの関係）.

相関指数は著しく低い負の値を示した．一方，栄養成長段階の集団と実生段階の集団との間では，比較的高い$C\delta$指数が得られ，重なり度が高いことを示したが，両者の分布相関指数$R\delta$は低い正の値であり，No.1の場合と比較して，両集団の関係は若干異なっていた．この違いは，No.1調査区に比較して，No.2調査区では，節理の発達が悪く，かつ岩壁の傾斜度が大きいことなど，植物体の定着場所がより限られていることが一因となっているためと考えられる．

以上のように，両調査区の間で個体群の空間的構造にいくらかの違いはあるものの，共通していえることは，散布された種子が発芽しても，それが着果段階にまで成長できる安定した条件の場所は限定されており，このことが着果段階に達した個体と栄養成長段階の個体との重なり度が大きくなっている理由であると推察される．しかし，幼植物は生育に必要な占有空間が狭いために，そのような安定した場所以外でも，幼時期は成長を続けることができよう．このことが実生段階の幼植物と成熟した個体とが異所的に分布している理由の一つであるとみられる．こうしたことから，本個体群の空間的構造を強く規定して

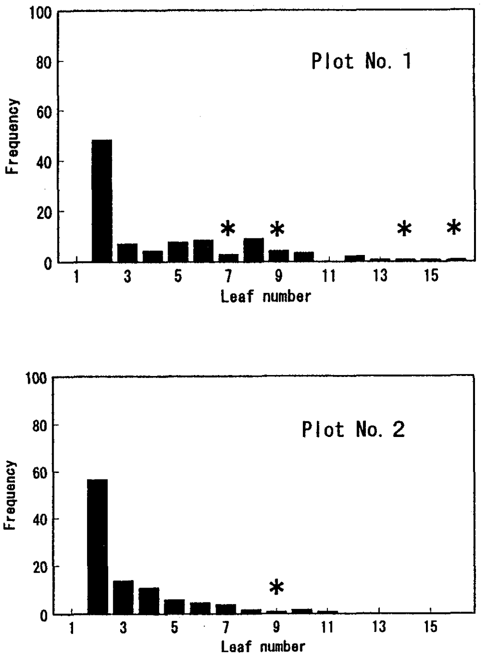


Fig. 4. Frequency distribution of leaf number per rosette in a quadrat. *: Rosette with flower stalks. 生育段階別（葉数別）の個体の頻度分布.

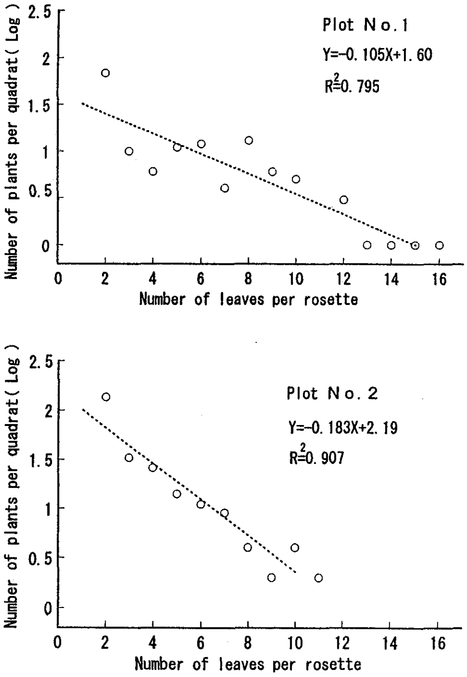


Fig. 5. Relationship between leaf number per rosette and number of plants. 株あたりの葉数と個体数との関係.

いるのは，個体間に働く生物的な要因よりも，節理の発達（岩種）と傾斜度という生育地の物理的な要因であると推察される.

(3) 生育段階別頻度分布

調査区No.1では，1×1mの方形区内に156個体を数えた．それらの生育段階はさまざまで，葉が1－2枚，ロゼットの径が0.5cm程度の小形のものから，葉が16枚，径が約14cmで，数本の果梗をもつ成熟段階に達しているものもあった．そこで，生育段階ごとの個体頻度を知るため，展開している葉数別に個体数を調べたところ，葉の枚数の少ない幼い段階では，個体数の減少の度合いが大きかった（Fig. 4)．一方，葉の枚数が多く生育段階が進んだ段階では，個体数の減少割合が少なく，生育段階の進行にともなって，個体数は指数関数的に減少した．調査区No.2の場合は，調査区No.1の約2倍，293個体を数えたが，生育段階の進行に伴う個体数の減少傾向については，調査区No.1よりも一層はっきりと，個体数が指数関数的に減少した (Fig. 4).

前述のとおり，生育に適した場所の多くは，既に栄養段階や着果段階にまで達した個体によって占められている．このことが，実生段階の個体の定着を妨げ，それらの生存割合を小さくしている要因の一つである．このことから，巨視的に見れば，両調査区の個体群はほぼ同じ群落構造を持っており，同時に，個体群の維持機構も同様であると考えられる.

生育段階別の個体数分布は，必ずしも，正確な年齢別の個体数分布ではない．しかし，生育段階は，時間の経過とともに進むので，この生育段階構造も齢構造を反映するものである．このように考えると，この個体数分布から，個体群の維持機構を推測することができる.

一般に，0齢への実生の補充が，毎年一定であると仮定すると，年死亡率が一定であることによって，指数関数的な形の齢構造がで

きあがるとされている（Silvertown 1982）．このことから推測して，本調査区の個体群においても，ほぼ一定の割合で幼植物が補充され，また，ほぼ同じ割合で，死滅しているものと思われる．

(4)　生育段階から推定した個体群の半減期

両調査区の個体群ともに，生育段階別の個体数の対数と個体あたりの葉の枚数とは，比較的きれいな直線関係にあった（Fig. 5）．今，葉の枚数をX，その生育段階の個体数をNとすると，それらの回帰直線は，調査区No.1の場合: logN=1.604-0.105X(R^2=0.795*), 調査区No.2 の場合: logN=2.190-0.183X(R^2=0.907**)となった．

これらの関係から，個体群の動態を知る資料とするため，生育段階の過程に対応した群落の半減期を求めた．前述の直線関係は，常法（Batschelet 1971）に従えば，調査区No.1の場合: N=40.2exp(-0.242X), 調査区No.2の場合: N=155exp(-0.421X)と書き換えられる．

これらの式から各々の群落について半減期（Δt）を求めたところ，それぞれ調査区No.1ではΔt=2.86，調査区No.2ではΔt=1.64となった．このことから調査区No.1の個体群に比較して，調査区No.2の個体群の方が，個体の更新が早く進行していると判断される(Fig. 6)．これは調査区No.1に比較して，調査区No.2では岩壁の角度がより垂直に近く，また節理が乏しいことにより，実生が安定的に定着し，生育できる場所（safe site）が限定されているためである．

また，この調査区内の群落では着果段階に達した個体の葉の枚数が7－9枚であった．この群落では，葉2－3枚が展開するごとに，個体数が半減するので，開花・結実するまでには，調査区No.1では，発芽した個体のほぼ1/8にまで個体数が減少すると予測され，また調査区No.2では，1/32にまで個体数が減少すると予測された．

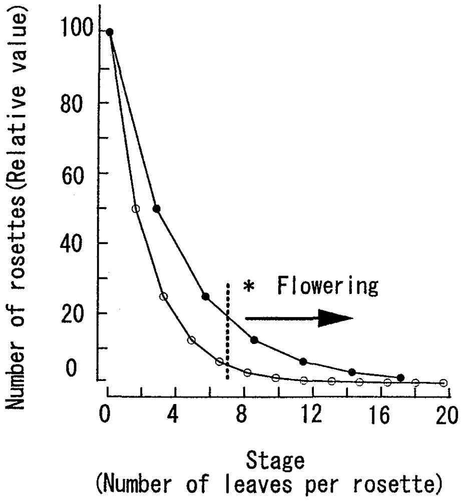


Fig. 6. Schematic representation of the relationship between the population dynamics and the growth stage. Closed circles: Plot No. 1. Open circles: Plot No. 2. 生育段階別（葉数別）の個体の減数曲線.

実際には，葉数が7－9枚に達した個体の全てが着果するものではないので，同齢集団の内，種子生産にまで生残る個体は，極めて少数である．さらに，指数関数的な減少をしめす個体数減少曲線は，実生段階から追跡調査した真の同齢集団の生存曲線から求めた半減期よりも，しばしば，必然的に大きな半減期を与えると指摘されている（Silvertown 1982）．したがって，本生育地のおける現実の半減期は，我々の調査で計算された期間よりも，さらに短期と思われる．このことは，定着した個体のうち，開花し結実するまで生き残る個体が大変に稀であることを示唆するもので，本生育地がほぼ垂直の岩壁であり，実生の定着と生存に極めて不都合な立地条件であることを反映するものである．

本群落の生育段階構造からみて，この生育地が垂直に近い岩壁で，本種にとって，いちじるしく不安定な生育環境に見える生育環境であるが，比較的安定な状態で個体群を維持しているものと考えられる．ただし，その短い半減期からして，群落構造の維持には，毎年，確実に実生の補充が行われることが必要条件であると思われる．したがって，種子を生産できる段階に達した個体の保続が，この群落の存続をきめる最重要の要因の一つであると考えられる．生育地は，岩壁の崩落や流下する水による母株の流失など，群落を消失させるほどの自然的撹乱がこれまでになく，長期にわたって群落が存続できる安定した岩

盤の生育地が維持されていたものと推測される．もし，温暖化など著しい環境変動や盗採などの人為的な原因によって着果段階に達した個体の減少が進むと，この群落は急速に衰退すると予測される．

以上，本調査によるムシトリスミレ属植物の個体群維持機構に関する解析は，保全生物学的にみて群落を保全管理するうえから有効であると判断された．ただし，本群落維持に関する，より一層の保全・管理の実効を確保するためには，栄養繁殖の有無，開花結実の周期性，開花・結実個体の割合，朔果あたりの種子数，種子散布の様態，発芽率など，本群落の維持機構に関する種内要因，ならびに，これまで長期にわたり，なぜ狭い限られた岩壁の生育地が他種に奪われず維持されてきたのかに関する環境要因や種間関係について明らかにする必要がある．

2. 形態的特徴と分類学的位置づけ

飯高産ムシトリスミレ属植物は，北半球産のムシトリスミレ属植物のうちで最も大きく，ロゼット葉の葉数は着花個体で6－16枚，葉は長さ65－86 mm（平均71.75 mm, SD 5.403）幅23－33 mm（平均24.5 mm, SD 1.118），である．ムシトリスミレ属植物の葉縁は，展開するまえ巻き込んでおり，成葉になっても半ば巻き込んだ状態である．これに対し，飯高産の植物は巻き込みの程度が低く，成葉になるとほぼ展開する（Figs.7－13）．花数は，若い着花個体で1－4個，成熟個体で5－9個（若・成あわせて平均4.7個，SD 1.814）となり，ムシトリスミレの1－2個，

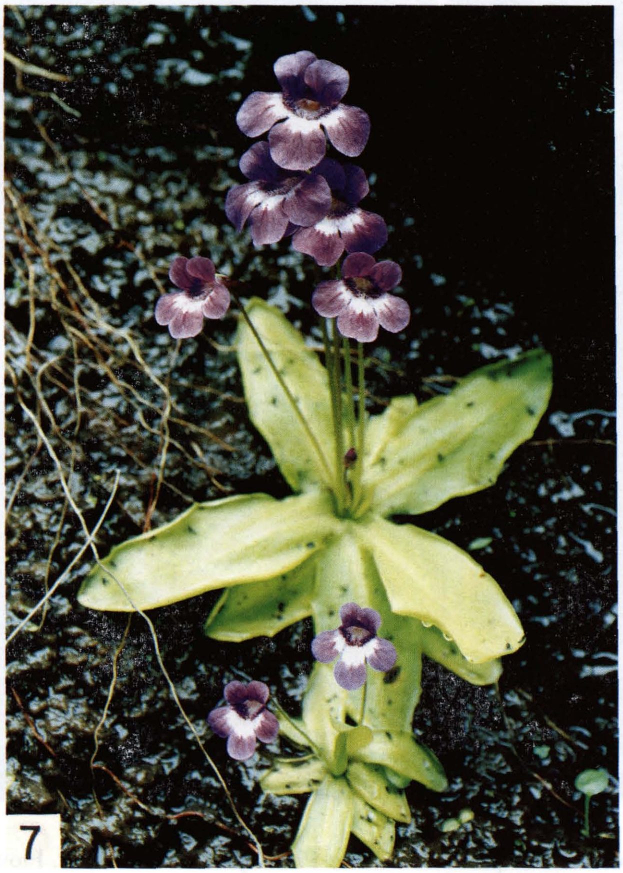
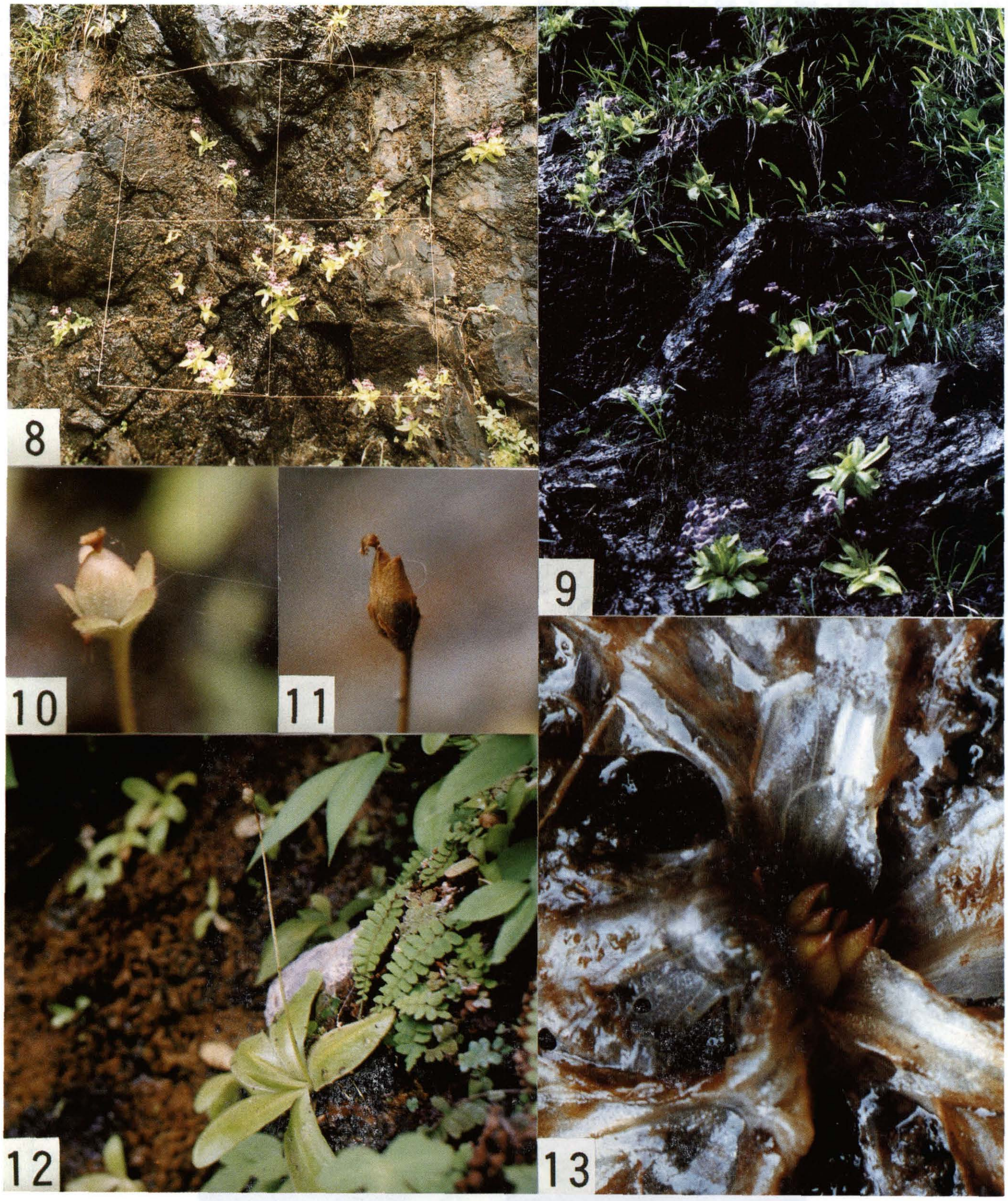

7

Fig. 7. A new variety *Pinguicula vulgaris* var. *floribunda* June 1992 by T. Shimidzu).

稀に4個と比べて多い．花梗は長さ80－120 mm，花径は長さ25－27 mm（平均25.6 mm, SD 0.8）で大きく，下の花弁は，花弁のなかで最も大きく長さ12－15 mm（平均13.7 mm, SD 1.247），幅11－13 mm（平均11.7 mm, 0.943），側弁は長さ11－12 mm（平均11.7 mm, SD 0.471），幅11－12 mm（平均11.3 mm, SD 0.471），上方の花弁は長さ7－



Figs. 8-13. 8. Whole view of plot No. 1 (June 1993 by T. Shimidzu). 9. Flowering plants (June 1996). 10. Ripe capsule (July 1996 by M. Hayasida). 11. dehisced capsule (August 1996 by M. Hayasida). 12. Plant with mature fruit (July 1996 by M. Hayasida). 13. Wintering leaf buds of a rosette (December 1992 by T. Shimidzu).

10 mm（平均9 mm, SD 1.095），幅6－8 mm（平均7.4 mm, SD 0.8），距は長さ12－17 mm（平均15.4 mm, SD 1.743）である．この植物を観察していたとき，成熟個体の葉がセセリチョウ科の一種（Hesperiidae sp.）をとらえた瞬間に出会い，この植物の捕獲能力が高いことをうかがわせるとともに，岩壁・岩石地の貧栄養状態のなかで，大きな葉形をもち，多数の花を着けることのできる栄養源を得られるのは，大きな葉の捕虫能力によるものとみられる．以上の特徴から，飯高産のムシトリスミレ属植物は，これまで未記載の新分類群であると考え，ムシトリスミレの変種とする．変種名は，この植物が見事なスミレ色の多数の花で彩られることから命名した．また，和名はこの植物がムシトリスミレ属植物とされる以前から，イイタカスミレの名称で地元の植物愛好家によって知られていたことより，イイタカムシトリスミレとする．

Pinguicula vulgaris L. var. **floribunda** S. Watanabe & A. Takeda, var. nov. (Figs.7－13)

A typo floribus numerosis magnis et foliis valde magnis diversa. Folia rosulata 6－16, oblonga 65－86 mm longa 23－33 mm lata, marginibus incurvulis vel saepe perviis. Pedunculi uno florifero (1－)5－9, corolla 25－28 mm longa. Petala infera petalis superis magnis 12－15 mm longa 11－13 mm lata, lateralia 11－12 mm longa 11－12 mm lata, supera 7－10 mm longa 6－8 mm lata, calcaria 12－17 mm longa.

Nom. Jap. Iitaka-mushitorisumire, nom. nov.

Hab.: Honshu: Mt. Sengoku (ca.850m above sea level), Okunohira-tani, Iitaka, Mie Prefecture (S. Watanabe & A. Takeda, June 5, 1996－Holotypus, TI).

引用文献

Batschelet E. 1971. Introduction to mathematics for life scientists (3rd ed.). 河田龍夫ら監訳（1982）：バッチェレット-ライフサイエンスの数学（II）pp.303－306. 朝倉書店，東京.

中国科学院北京植物研究所編 1975. 中国高等植物図鑑 第四冊. p. 148.

三重自然誌の会 1995. 自然のレッドデータブック・三重―三重県の保護上重要な地形・地質および野生生物―，三重県教育文化研究所，津.

Morisita M. 1959a. Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., Ser. E (Biol.), **2**: 215－235.

―― 1959b. Measuring of interspecific association and similarity between communities. Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., Ser. E (Boil.), **3**: 65－80.

北村四郎，村田 源，堀 勝 1957. 原色日本植物図鑑 草本編（I），合弁花類: pp.119－120. 保育社，大阪.

奥山春季 1974. 採集・検索 日本植物ハンドブック. pp. 3－303. 八坂書房，東京.

大井次三郎 1953. 日本植物誌. p.1071. 至文堂，東京.

レッドデータブック近畿研究会 1995. 近畿地方の保護上重要な植物－レッドデータブック近畿－，pp. 61－63，関西自然保護機構，大阪.

Silvertown J. W. 1982. Introduction to plant population ecology (2nd ed.). 河野昭一ら訳，植物の個体群生態学. 第2版. pp. 84－116. 東海大学出版会，東京.

清水建美 1982. 原色新日本高山植物図鑑（I）. p. 68. 保育社，大阪.

田村道夫 1981. 佐竹義輔ら編著 日本の野生植物 草本. III: 137. 平凡社，東京.

豊国秀夫 1979. 高山植物学入門. 植物と自然 **13** (8): 6－16.

Yamanaka T. 1953. *Pinguicula vulgaris* var. *macroceras* Herd. newly found in Shikoku. J. Jpn. Bot. **23** (1): 30－31